

persistantes, les fleurs solitaires, axillaires et hermaphrodites, présentent deux particularités bien visibles : 1 — une corolle gamopétale campanulée, faiblement lobée, très pubescente extérieurement ; 2 — des anthères et un style très exserts, rejetés vers l'arrière et conférant une apparence zygomorphe à la fleur. Les caractères du gynécée sont moins analysés par LAMARCK, faute de matériel en quantité suffisante : ... « un ovaire supérieur, arrondi, posé sur un disque épais, ... Le fruit est une capsule... un peu élevée au-dessus du calice..., par un pédicule épais et anguleux... dans chaque loge deux semences ovales-trigones... ». C'est la configuration du fruit et non la structure de l'ovaire qui va inciter LAMARCK à rattacher *Humbertia* aux *Convolvulaceae*. Cette attribution, résultant d'une procédure quelque peu anormale, sera acceptée (JUSSIEU, 1789; CHOISY, 1845) jusqu'en 1889.

A cette date BAILLON décrit, dans une très brève note, la placentation axile multiovulée de ce genre, ainsi que le stigmate, sorte de cornet faiblement pentalobé par la pression des anthères au cours de l'ontogénie florale. Ces caractères lui semblent devoir rapprocher *Humbertia* des *Solanaceae*.

Pourtant HALLIER conserve ce genre parmi la tribu des *Convolvulaceae-Erycibeae*, en dépit de certains traits anatomiques spéciaux qu'il expose en 1892 : absence de liber interne et de cellules sécrétrices, et cristaux d'oxalate de calcium agglomérés sous l'épiderme foliaire.

Le problème est repris par PICHON (1947), qui réalise aussi une synthèse des travaux précédents. Pour lui, *Humbertia* ne peut être une Convolvulacée. Sa description de nouveaux caractères distinctifs : absence de disque ovarien (en contradiction avec les auteurs précédents), mais présence d'un gynophore et inflexion des filets staminaux dans le bouton, ainsi que la mise en valeur de faits déjà observés : placentation, absence d'appareil sécréteur, lui permettent de définir une nouvelle famille monotypique : les *Humbertiaceae*, d'ailleurs très proches des *Convolvulaceae* par le genre asiatique-océanien *Erycibe* Roxb. La redécouverte d'individus vivants de *Humbertia*, en 1947 par Henri HUMBERT, permet à PICHON de compléter en 1951 les informations sur le fruit et la graine : le fruit drupacé peut être di- ou monosperme ; la graine contient un albumen abondant et un embryon à cotylédons plans. L'ensemble de ces données confirment l'affinité avec les *Erycibeae*, notamment le genre américain *Maripa* Aublet, dont la corolle est aussi très semblable. Néanmoins PICHON maintient les *Humbertiaceae* conformément à son esprit de systématicien « diviseur ».

Dès l'année suivante (1952), ROBERTY propose une sous-famille des *Humbertioideae*, placée en tête des *Convolvulaceae*, c'est-à-dire considérée comme primitive dans les conceptions de cet auteur. Malheureusement il néglige tout à fait les affinités évidentes avec les *Erycibeae*, tribu qu'il démembre d'ailleurs complètement. Son approche phylogénique, a priori séduisante, n'aboutit à aucun progrès, faute d'une analyse réellement critique des genres et de leurs affinités.

En revanche AUSTIN (1973) accepte l'appartenance de *Humbertia* à la tribu des *Erycibeae*, en soulignant le caractère primitif de l'embryon droit chez les *Convolvulaceae*.

L'anatomie de l'écorce et du bois de *Humbertia*, effectuée entre-temps par VON JAZEWITCH (1959) et MARIAUX (1959) ne permet pas de trancher, mais elle ne s'oppose nullement à l'inclusion du genre dans les *Convolvulaceae*.

A la lumière de l'historique précédent, il est clair que *Humbertia madagascariensis* demeurerait mal connu : trop de caractères jugés décisifs dépendaient *in fine* d'une étude unique : absence de cellules sécrétrices (HALLIER), absence de disque (PICHON), placentation « solanacéenne » (BAILLON). Les comparaisons n'ont pas été, d'autre part, suffisamment étendues à

d'autres *Convolvulaceae* pour déterminer la valeur réelle des observations. Enfin, l'iconographie de la fleur de ce genre morphologiquement important est extraordinairement pauvre : seul PICHON l'a vraiment fait progresser, plus de 150 ans après la première description.

Toutes ces raisons nous ont conduit à entreprendre une étude de l'anatomie florale de *Humbertia* pour tenter de fixer la place de ce genre très isolé par rapport aux *Convolvulaceae*. Il est alors apparu que certains points de l'évolution de l'appareil reproducteur de cette famille pouvaient être également éclaircis.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les recherches anatomiques ont été essentiellement effectuées sur du matériel sec : 2 boutons floraux proches de l'anthèse (*Service Forestier 1955*, P, TAN) provenant d'Enato près de Fort-Dauphin (10 oct. 1950); 2 fruits (*Réserves Naturelles 1345 Dinard*, P, TAN) recueillis près Beampombo sur la route Manantenina-Fort-Dauphin (18 déc. 1948), matériel déjà analysé par PICHON en 1951.

Ces échantillons d'herbier ont été tout d'abord restaurés, pendant une semaine, par de l'ammoniaque à 10 %, maintenu à 60° C et changé (5 fois) jusqu'à obtention d'un liquide clair. Ils ont ensuite été rincés à l'eau courante et fixés par le F.A.A. pendant 48 h. Une fleur et un fruit ont été déshydratés par le butanol et inclus dans la paraffine siliconée « Histomed » (Pf : 60° C) selon le procédé standard (GERLACH, 1984), puis sectionnés en série à 20  $\mu$ m d'épaisseur et colorés par le Bleu Astra — 0,5 % en solution aqueuse d'acide tartrique à 2 % — et la Fuchsine de Ziehl diluée à 10 %. Les préparations obtenues ont été déshydratées par l'acétone et montées dans l'Eukitt. Elles sont conservées au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris, dans la collection de l'auteur, sous les n<sup>os</sup> 67 et 68.

Vers la fin de cette étude, des fleurs provenant également de la région de Fort-Dauphin, et fixées dans le formol à 20 %, nous ont été apportées par M. Nicolas DUMETZ. Deux d'entre elles ont servi à analyser la morphologie du bouton, la nervation des pièces périnthaires et le diagramme floral. Une autre, coupée longitudinalement et éclaircie par le chlorallactophénol salicylé (LANGERON, 1942) a permis de préciser l'organisation vasculaire de la fleur. Le même traitement a été appliqué au deuxième fruit de l'herbier afin d'observer les éventuelles modifications structurales.

Les réactifs employés provoquent cependant la chute des poils corollins.

Des fleurs de *Convolvulus mauritanicus* Boiss., de *Ipomoea quamoclit* L. et de *Mina lobata* Cerv. in De la Llave & Lex. provenant de l'Ecole de Botanique du Muséum et fixées au F.A.A., ont été également étudiées pour comparaisons.

## OBSERVATIONS

### VASCULARISATION DU RÉCEPTACLE (Fig. 1 et 2)

Le pédicelle floral (Fig. 1, 1) présente une organisation très simple en section : un épiderme cutinisé sur toutes ses faces, doublé d'un hypoderme de même épaisseur; un parenchyme cortical lacuneux; 3-4 assises de cellules endodermiques et/ou péricycliques, collenchymateuses; une stèle continue à structure superposée banale; un parenchyme médullaire tendant à un collenchyme angulaire.

Avant toute émission de traces par la stèle, on rencontre de petits faisceaux phloémoxyliens formant bientôt une couronne au cœur du parenchyme cortical. Ces faisceaux récurrents

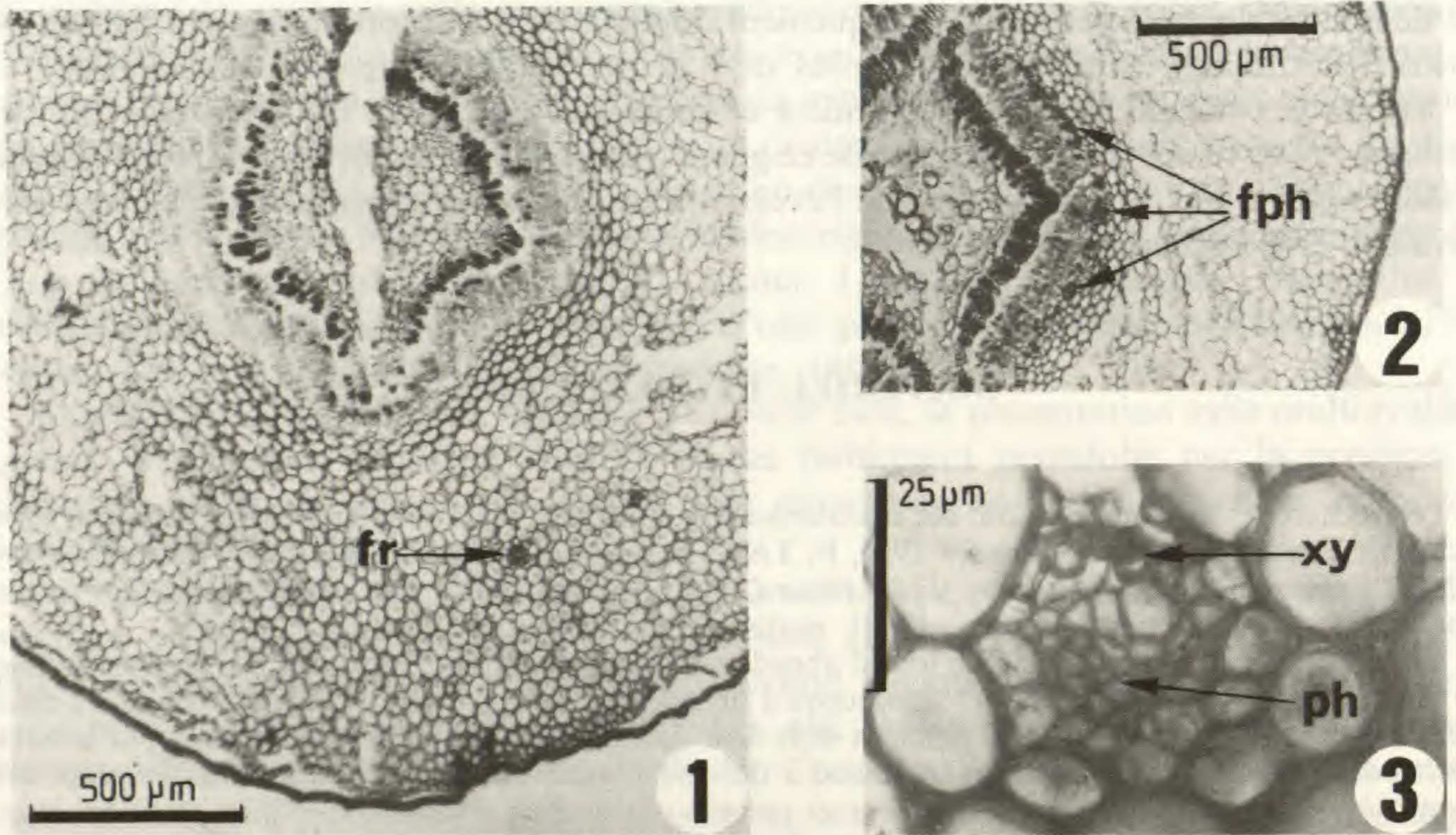


Fig. 1. — Histologie du pédicelle floral de *Humbertia madagascariensis* (coupes transversales) : 1, portion du pédicelle à l'anthèse ; 2, id., au stade fruit ; 3, détail d'un faisceau récurrent (fph, fibres phloémiennes ; fr, faisceau récurrent ; ph, phloème ; xy, xylème).

(Fig. 1, 1 ; Fig. 2, 2, fr) sont des ramifications descendantes des traces sépalaires (Fig. 2, 13, fr), ils présentent une structure collatérale classique à pôle xylémien interne (Fig. 1, 3).

La vascularisation du calice s'organise de façon assez régulière selon le schéma phyllotaxique (Fig. 2, 3-11), chaque sépale étant irrigué par 5 traces : deux latéraux ls, ls' ; deux médiolatéraux mls, mls' et le médian ms. Les faisceaux émis sont collatéraux ou plus souvent ampicribraux et même multipolaires : il s'agit alors de *troncs* vasculaires fusionnant 2 à 4 traces voisines (Fig. 2, 7 et 8, par ex.). Les sépales contiennent des faisceaux dans l'épaisseur du parenchyme externe (Fig. 2, 11, fe), qui prennent en quelque sorte le relais des faisceaux récurrents fr. Ces deux systèmes vasculaires sont d'ailleurs raccordés aux traces sépalaires, à un certain niveau (Fig. 2, 13, pb). Leur présence semble corrélée à l'épaisseur de la coupe calicinale.

Les traces pétales p et staminales e sont uniques et s'insèrent à peu près au même niveau. Leur agencement est cependant altéré par des fusions avec les médians carpellaires mc, résultant en deux faisceaux complexes (Fig. 2, 9,  $e_1 + mc_1$  et  $p_2 + e_2 + mc_2$ ).

#### HISTOLOGIE ET NERVATION DU PÉRIANTHE (Fig. 3 et 4).

Les sépales sont peu différenciés histologiquement (Fig. 3, 1). On peut néanmoins y reconnaître deux parenchymes, l'un interne formé de petites cellules à parois minces, l'autre

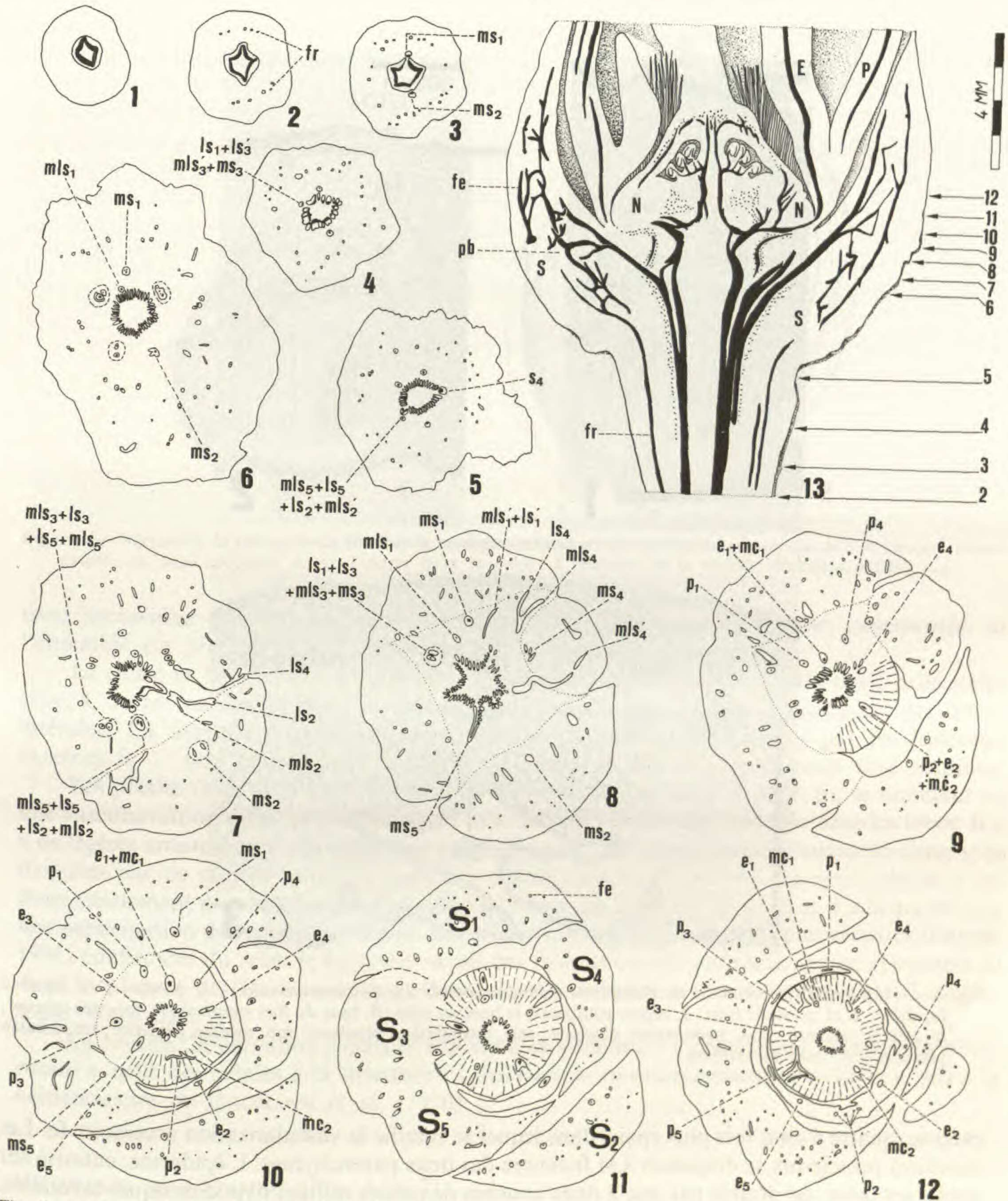


Fig. 2. — Vascularisation du réceptacle de *Humbertia madagascariensis* : 1-12, sections transversales jusqu'à la base du gynécée, en tirets : zone nectarifère ; 13, coupe longitudinale de la fleur, avec localisation des coupes transversales à droite, en gros pointillés : régions à oxalate de calcium (E, étamine ; e, faisceau staminal ; fe, faisceau externe ; fr, faisceau récurrent ; ls, latéral sépalaire ; mc, médian carpellaire ; mls, médiolatéral sépalaire ; ms, médian sépalaire ; N, zone nectarifère ovarienne ; P, pétale ; p, trace pétaulaire ; pb, point de bifurcation fe/fr ; S, sépale).

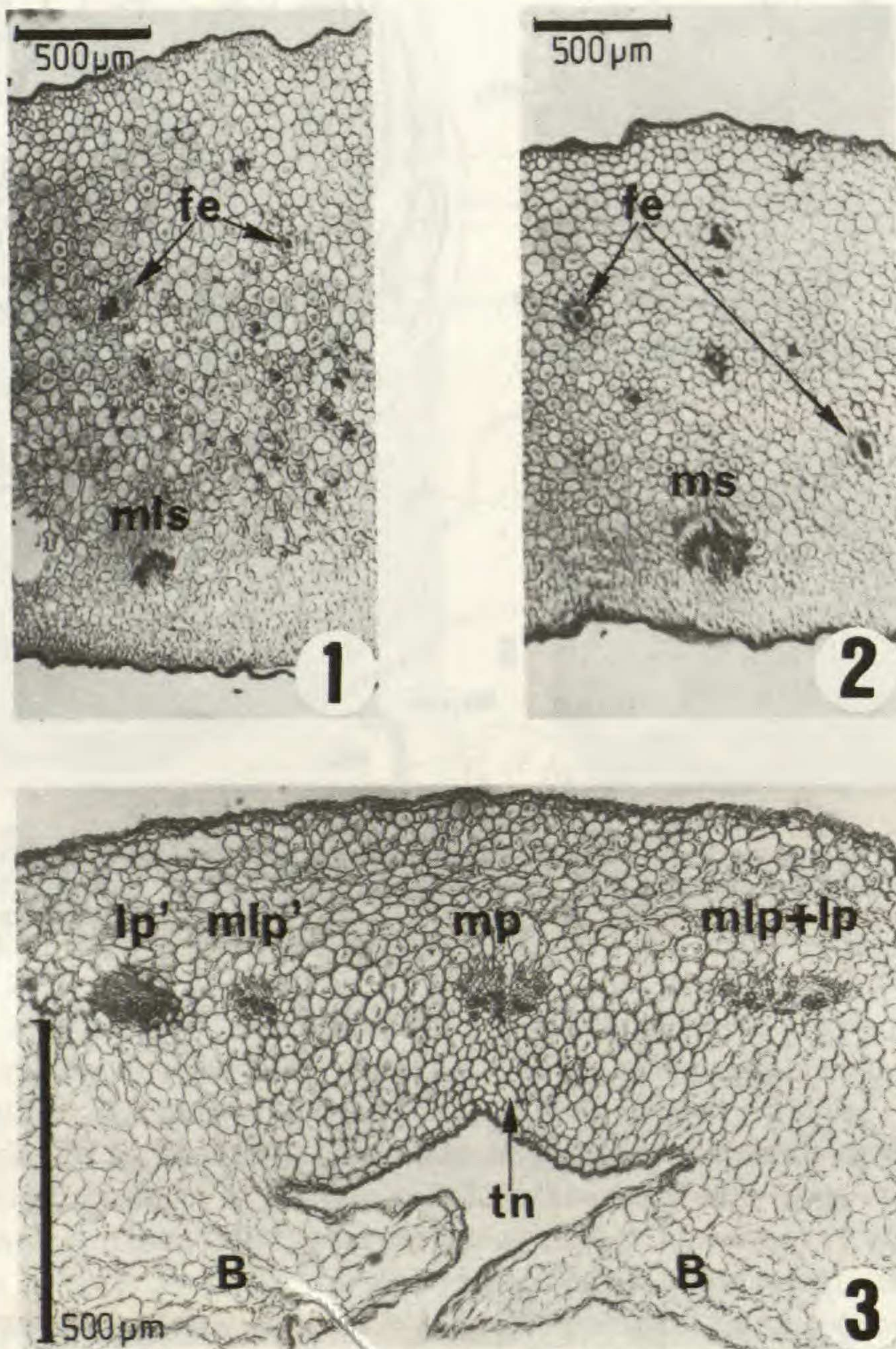


Fig. 3. — Histologie du pérïanthe de *Humbertia madagascariensis* (coupes transversales) : 1, portion d'un sépale à l'anthèse ; 2, id. au stade fruit ; 3, région pétaïaire à la base du tube (B, base du filet staminal ; fe, faisceau externe ; lp, latéral pétaïaire ; mlp, médiolatéral pétaïaire ; mls, médiolatéral sépalaire ; mp, médian pétaïaire ; ms, médian sépalaire ; tn, tissu nectarifère).

externe, quatre à cinq fois plus épais, dans lequel se ramifie la vascularisation accessoire fe. Les faisceaux principaux se disposent à la frontière des deux parenchymes. L'épiderme, cutinisé sur toutes ses faces, est doublé par une à deux couches de petites cellules hypodermiques arrondies.

La corolle porte extérieurement des poils simples, mais paraît plus simple encore (Fig. 3, 3) : le parenchyme est d'aspect homogène, l'épiderme n'est cutinisé que sur sa face externe. En regard du faisceau médian mp les cellules sont plus petites et constituent vraisemblablement un

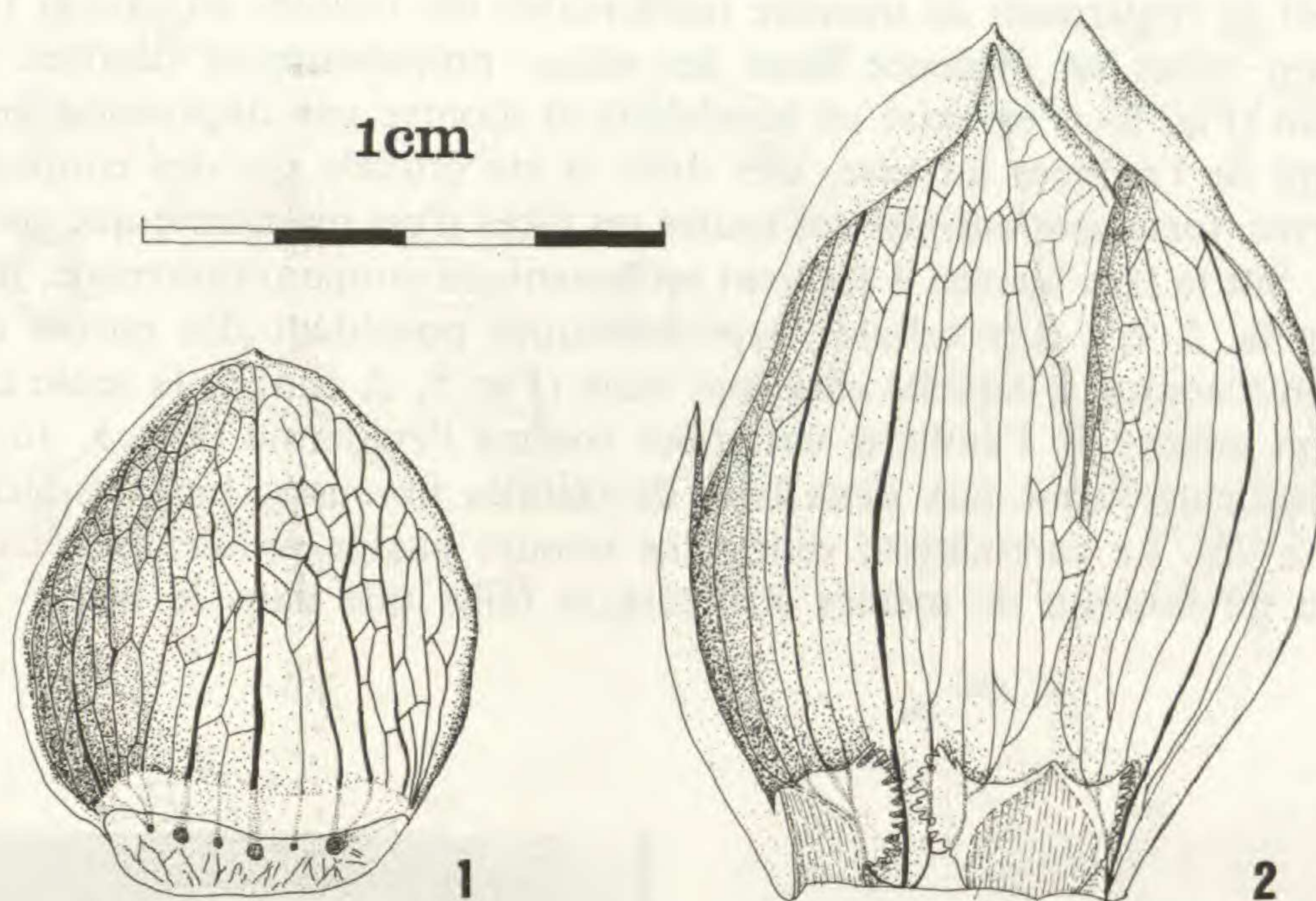


Fig. 4. — Nervation du périanthe de *Humbertia madagascariensis* (éclaircissements) : 1, sépale, dont le faisceau latéral gauche est déjà dédoublé avant d'entrer dans la pièce ; 2, portion de la corolle, étamines retirées.

tissu nectarifère tn. L'épiderme recouvrant possède une cuticule épaisse, ornementée, et l'ensemble est protégé par les bases élargies B des filets staminaux.

Le calice et la corolle présentent des nervations contrastées. Le sépale ovale-orbiculaire (Fig. 4, 1) est parcouru par une riche vascularisation, issue presque entièrement des traces latérales. La nervation secondaire est dense, et doublée extérieurement par les faisceaux externes fe — non figurés pour la clarté du dessin —. Les arcs marginaux sont continus.

Les pétales (Fig. 4, 2) sont irrigués par une trace unique (Fig. 2, 9-12, p), se ramifiant en une vascularisation quasi parallèle dans le tube corollin, à nouveau réticulée dans les lobes. Il y a de légères anastomoses vasculaires au milieu du tube. Les expansions limbaires des sinus sont irriguées par de minces rameaux parallèles d'arcs marginaux ouverts. La gamopétalie y est donc strictement parenchymateuse, comme à la base du tube, où on ne peut d'ailleurs exclure une participation des tissus staminaux. Les recherches ontogénétiques les plus récentes (ERBAR, 1991) confirment du reste le caractère tardif des fusions corolle-androcée (« late sympetaly ») dans la plupart des Polémoniales (incluant les *Convolvulaceae*) et Scrophulariales-Lamiales *sensu* WAGENITZ.

En résumé, la nervation sépalaire répond à la structure : « *fasciculatio vasorum flabellata clausa* », celle des pétales à la structure : « *fasciculatio vasorum pinnata semiclausu* », selon la nomenclature de DAUMANN et al. (1970).

#### HISTOLOGIE DE L'ÉTAMINE (Fig. 5 et 7)

Les étamines s'insèrent à l'extrême base de la corolle par leurs filets élargis. Ces filets contiennent un parenchyme assez semblable à celui des pétales — les cellules y sont un peu

plus petites — et ils renferment de manière indiscutable des cellules *sécrétrices* (Fig. 7, E<sub>3</sub> et E<sub>5</sub>, flèches), non mises en évidence dans les pièces précédemment décrites. Le faisceau phloémoxylémien (Fig. 5, 3) est étiré en bandelette et montre une disposition amphicribrale.

La structure de l'anthere introrse, très dure, a été étudiée sur des coupes épaisses de 50  $\mu\text{m}$ . L'épiderme, fortement cutinisé sur toutes ses faces n'est représenté que sur le connectif proprement dit. Sur la face interne il contient seulement, en coupe transversale, une quinzaine de cellules (Fig. 5, 2, ec). Les cellules hypodermiques possèdent des parois ornementées, comme l'assise mécanique à laquelle elles font suite (Fig. 5, 2, cho), à la seule exception des cellules du sillon interne de l'anthere, cutinisées comme l'épiderme (Fig. 5, 1a; 2, chc). Le connectif est d'ailleurs formé aux deux tiers de cellules fibreuses, bien visibles en lumière polarisée (Fig. 5, 1b). Le parenchyme central ne montre pas de cellules sécrétrices de façon sûre, il entoure un faisceau de mêmes structure et taille que dans le filet.

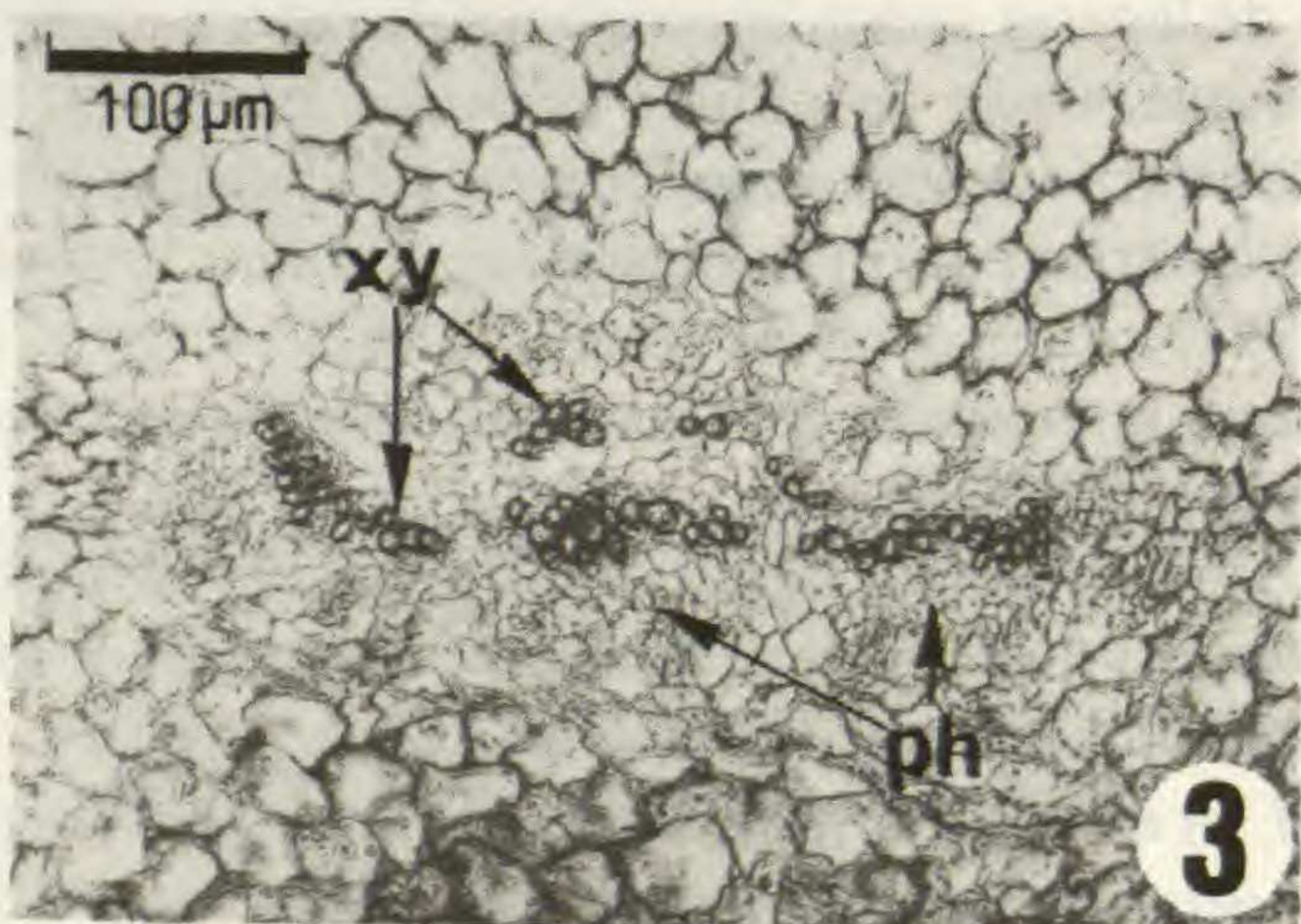
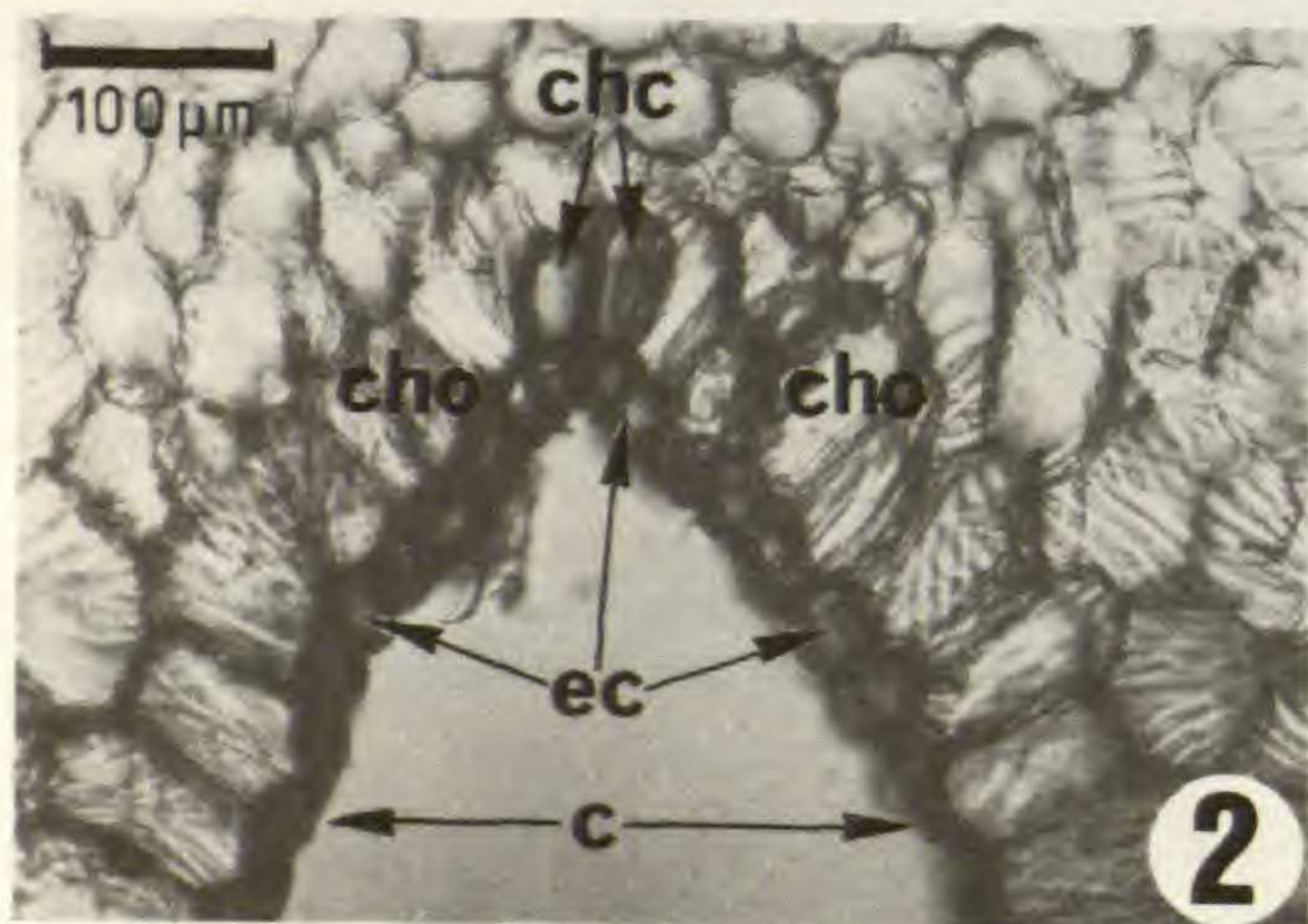
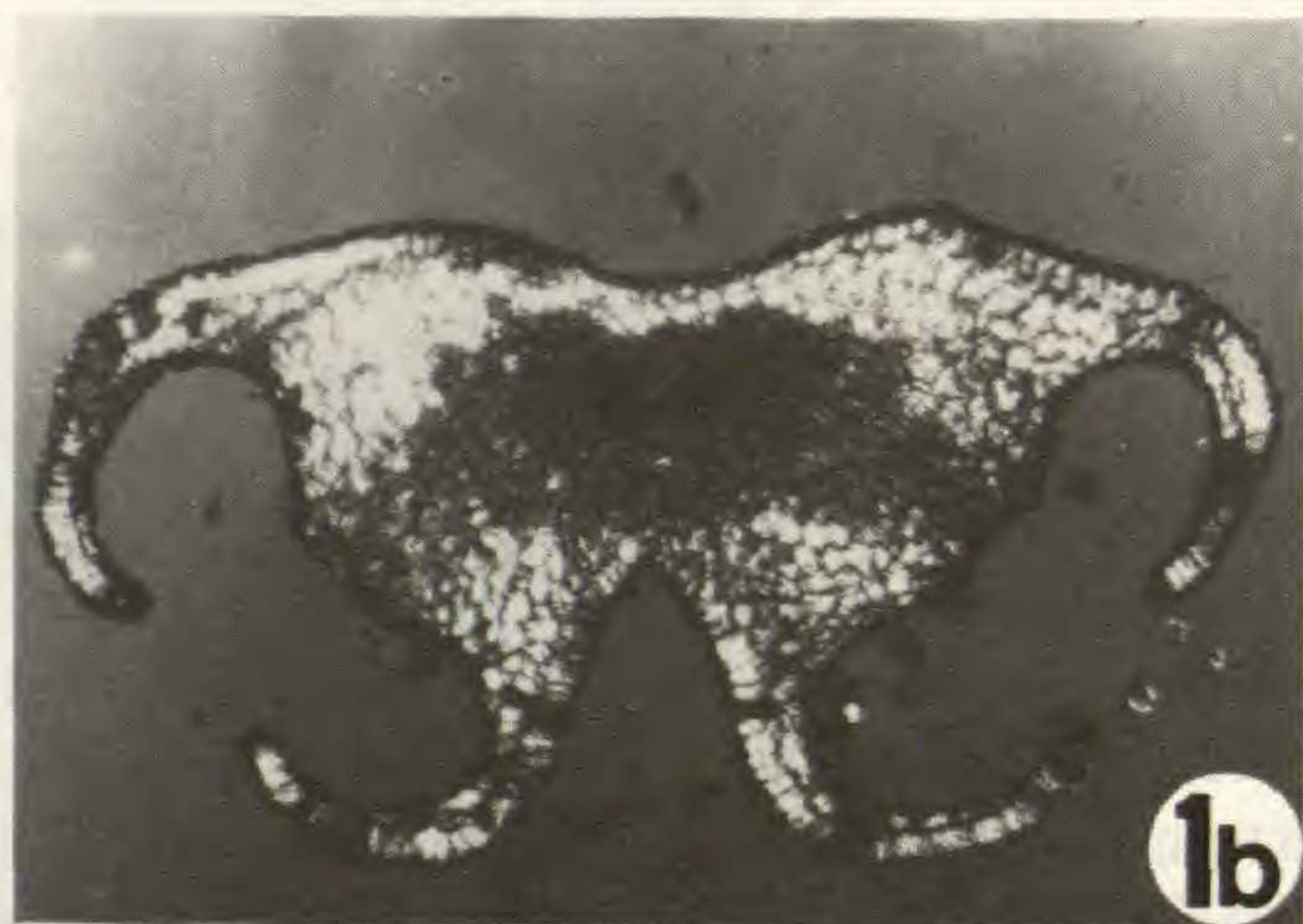
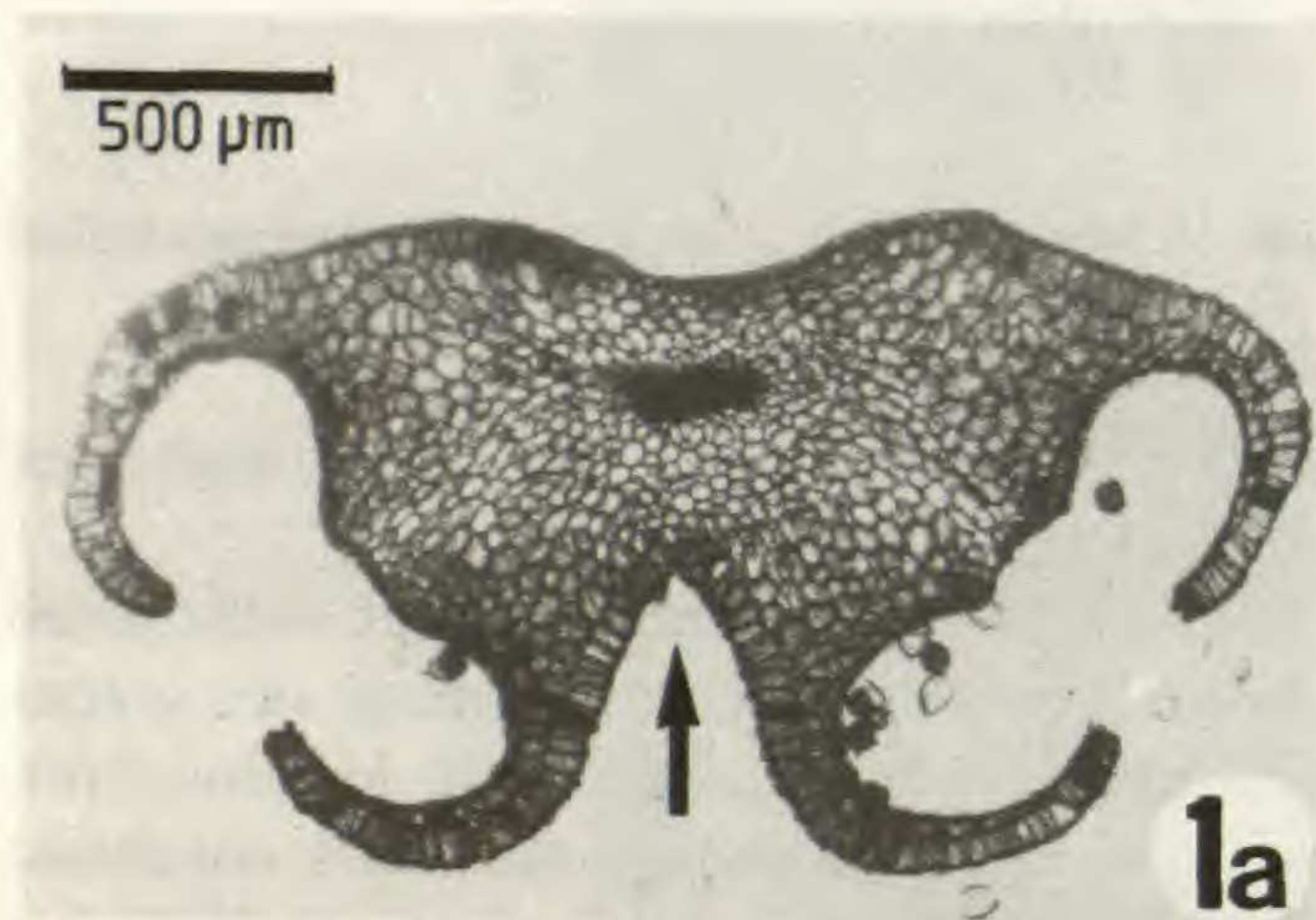


Fig. 5. — Histologie de l'étamine de *Humbertia madagascariensis* (coupes transversales) : 1, anthère, a : lumière ordinaire, flèche indiquant le sillon interne, b : lumière polarisée, mettant en évidence l'armure fibreuse ; 2, détail du sillon interne ; 3, détail du faisceau phloémoxylémien à la base du filet (c, cuticule ; chc, cellules hypodermiques cutinisées ; cho, cellules hypodermiques ornementées ; ec, épiderme cutinisé ; ph, phloème ; xy, xylème).

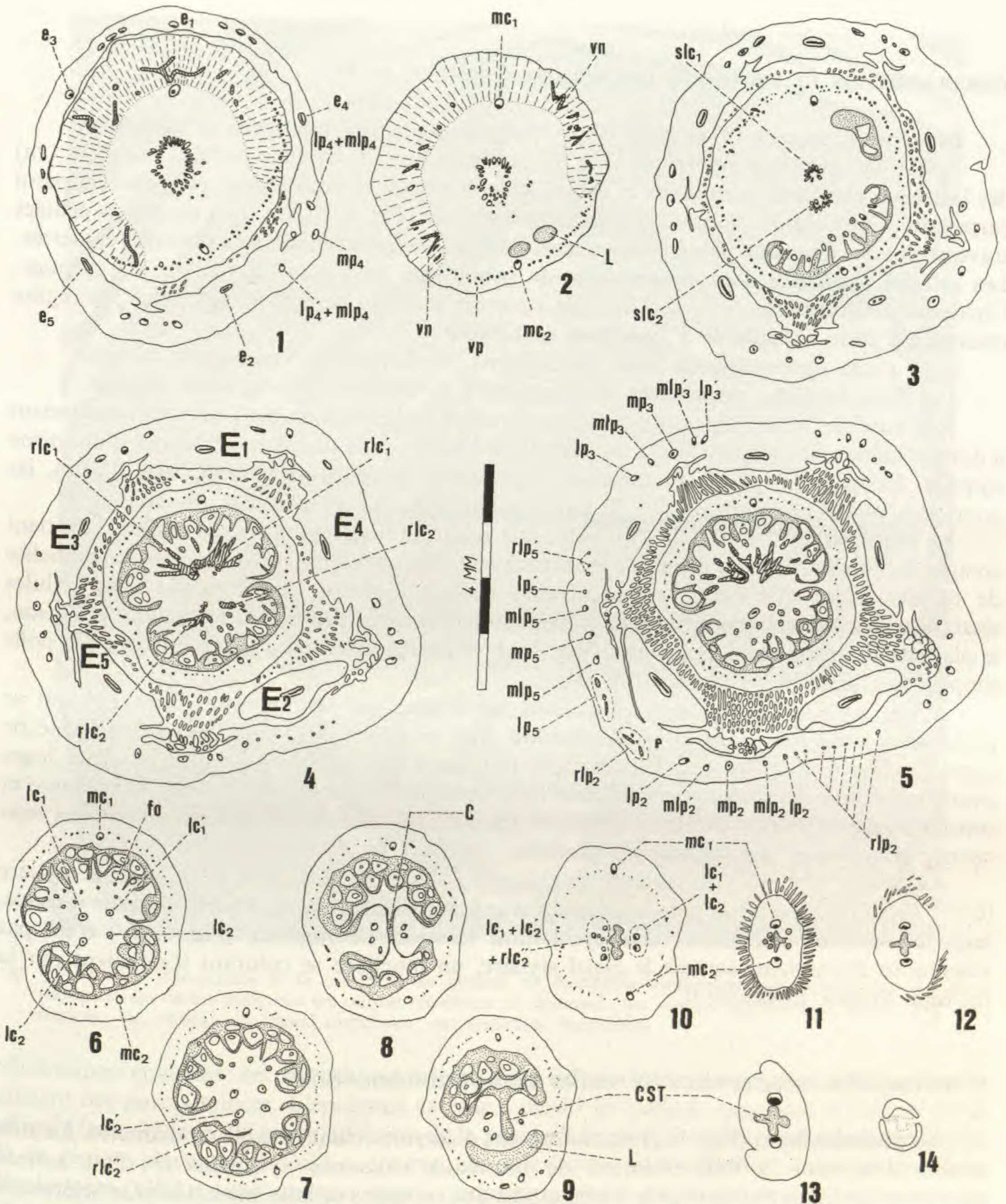


Fig. 6. — Vascularisation de la corolle et du gynécée de *Humbertia madagascariensis* (coupes transversales; C, compositum; CST, canal stytaire; E, étamine; e, faisceau staminal; fo, faisceau ovulaire; L, loge ovarienne; lc, latéral carpellaire; lp, latéral pétaalaire; mc, médian carpellaire; mlp, médiolateral pétaalaire; mp, médian pétaalaire; rlc, rameau du latéral carpellaire; rlp, rameau du latéral pétaalaire; slc, synlatéral carpellaire; vn, vascularisation nectarienne; vp, vascularisation de la paroi carpellaire).



## VASCULARISATION ET HISTOLOGIE CARPELLAIRE (Fig. 6, 7 et 8)

Le gynécée présente à sa base (Fig. 6; 1) une structure relativement complexe :

— 1 : une région périphérique (Fig. 6, 2) très richement irriguée par des branches (vn) des faisceaux pétales, staminaux et carpellaires, branches se prolongeant (vp) dans la paroi carpellaire. Cette région montre, en section transversale (Fig. 8, 3), un tissu de petites cellules traversé par des faisceaux phloémoxylémiens, puis uniquement phloémiens près de l'épiderme. Les cellules sécrétrices sont nombreuses, de même que les cellules à oxalate de calcium; l'épiderme est fortement cutinisé. Une telle structure traduit une activité sécrétrice : la région externe est donc assimilable à une *zone nectarifère*.

— 2 : une région centrale sans particularité, renfermant le sommet de la stèle.

Les deux médians carpellaires se disposent à la frontière de ces deux régions.

A la base des loges (Fig. 6, 3), la stèle centrale se restructure en deux arcs, correspondant à des synlatéraux carpellaires (slc<sub>1</sub>, slc<sub>2</sub>) résultant chacun de la fusion des latéraux d'un même carpelle. Ils irriguent par leurs rameaux, légèrement descendants (Fig. 6, 4-6; 7, rlc), les nombreux ovules anatropes (env. 20 par loge) insérés sur un placenta massif.

La paroi carpellaire (Fig. 8, 1) montre une zonation histologique assez nette si l'on tient compte de l'orientation des cellules : le parenchyme interne semble formé de files tangentielles de cellules, alors que l'externe ne présente aucune direction préférentielle. Les cellules sécrétrices et à oxalate abondent dans le parenchyme externe, comme du reste dans la cloison, le placenta et le tégument des ovules (Fig. 7). L'épiderme externe du carpelle porte des poils simples très lignifiés, à lumen étroit (PO).

A son sommet, le placenta (Fig. 6, 6) est irrigué par les latéraux libres (lc) qui se prolongent assez loin dans la partie styloïde (Fig. 6, 10 et 11). Une curieuse dissymétrie apparaît (Fig. 6, 7 et 8) sous le compitum (C), seule communication entre les deux loges ovariennes : l'un des latéraux carpellaires (lc'<sub>2</sub>) émet une branche (rlc''<sub>2</sub>) aussi importante et constante que les autres latéraux. D'ailleurs les médians carpellaires n'apparaissent pas eux-mêmes symétriques par rapport au placenta.

Au-dessus du compitum les loges ovariennes s'oblitérent (Fig. 6, 9, L) et le canal styloïde (CST) apparaît, présentant plus haut une section cruciforme (Fig. 6, 11-13). Comme d'usage, seuls les médians carpellaires demeurent dans le style. Le stigmat (Fig. 6, 14) n'est pas vascularisé et contient, comme le canal styloïde, un mucilage se colorant légèrement par la fuchsine (nature protéique?).

## MODIFICATIONS STRUCTURALES AU COURS DE LA FRUCTIFICATION

Le pédicelle floral (Fig. 1, 2) ne montre pas d'accroissement notable en diamètre. La stèle montre seulement la différenciation de nouveaux vaisseaux xylémiens et d'un anneau discontinu de fibres phloémiennes (fph), tandis que certaines cellules médullaires se sclérosent. Les sépales accrescents (Fig. 3, 2) ne présentent qu'un renforcement de la vascularisation.

Les changements les plus importants concernent naturellement le gynécée. La paroi carpellaire (Fig. 8, 2) acquiert une zonation très nette : un parenchyme externe (pe) à parois

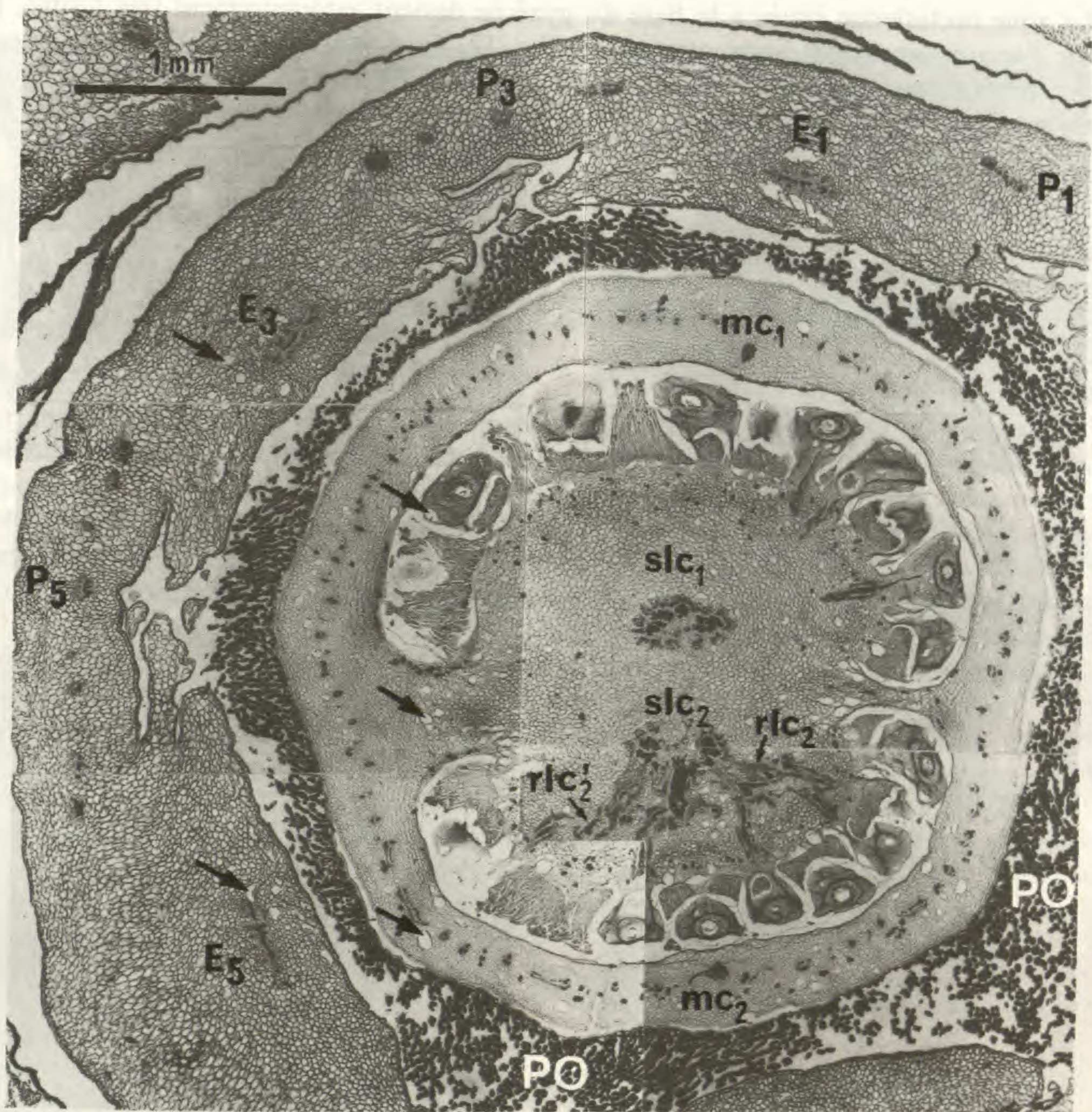


Fig. 7. — Coupe transversale de la corolle et du gynécée de *Humbertia madagascariensis* vers la base des loges ovariennes, les flèches indiquent des cellules sécrétrices (E, étamines; mc, médian carpellaire; P, pétale; PO, poils ovariens; rlc, rameau du latéral carpellaire; slc, synlatéral carpellaire).

cellulosiques épaissies; un parenchyme interne (pi) à cellules bien plus grandes qu'à l'anthèse et gardant des parois minces. L'épiderme externe a perdu ses poils et augmenté la largeur de sa cuticule (env. 20  $\mu$ m). La vascularisation de la paroi n'est guère modifiée, contrairement à celle de la région placentaire. Celle-ci irrigue, dans les deux fruits étudiés, deux graines bien développées (GR) — soit une par loge — correspondant à des ovules insérés *au sommet du placenta* (Fig. 8, 4, PL). Les autres ovules, avortés (OA), sont encore reconnaissables. Une section longitudinale (Fig. 12, 1b) confirme leur position basale sur le placenta, c'est-à-dire terminale par rapport à la vascularisation placentaire descendante (Fig. 12, 1a).

La zone nectarienne située à la base du gynécée devient extérieurement très visible, par suite de l'accroissement des loges ovariennes (Fig. 12, *1b*, tirets) et forme alors un véritable anneau, protégé par le calice accrescent. La vascularisation y est réorientée de manière descendante (comparer avec Fig. 12, *1a*).

## INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

### LA DIFFÉRENCIATION HISTOLOGIQUE

L'histologie de *Humbertia* apparaît dans l'ensemble plus simple que celle de la plupart des *Convolvulaceae* (PITARD, 1899). Le pédicelle floral contient bien un péricycle pluristrate collenchymateux (Fig. 1, *1*), mais ni cellules sécrétrices, ni laticifères, ni scléréides, ni surtout de phloème interne. En revanche, des fibres phloémiennes réunies en petits faisceaux se différencient dans le pédicelle fructifère, comme d'usage. Les sépales, ainsi que la paroi carpellaire, ne présentent aucune sclérification, même après l'anthèse, contrairement au cas général (GRÉLOT, 1898; KAUR & SINGH, 1987).

Des cellules sécrétrices typiques sont présentes dans la corolle, l'androcée et le gynécée. Il est possible qu'elles fassent défaut dans d'autres régions de la plante, notamment la feuille, très étudiée par HALLIER. L'appareil sécréteur n'est d'ailleurs pas toujours aussi étendu chez les *Convolvulaceae* (METCALFE & CHALK, 1950), qu'on le décrit classiquement.

L'oxalate de calcium est assez fréquent, particulièrement dans l'ovaire, et aggloméré en mâcles grossières. Il n'a pas la structure pulvérulente trouvée dans les *Nolanaceae* et *Solanaceae* (PITARD, 1899; METCALFE & CHALK, 1950).

L'étamine montre une organisation typiquement *convolvulacéenne*, par l'extension du tissu fibreux à une grande partie du connectif et l'absence des placentoides caractéristiques de certaines *Asterideae*, telles que les *Solanaceae* (CHATIN, 1870). Les loges sont cependant introrses, comme l'avait déjà noté PICHON.

En bref, si l'on excepte l'absence de phloème interne — comme chez *Cuscuta* —, il n'existe aucun fait histologique majeur permettant de différencier *Humbertia* des autres genres de *Convolvulaceae*.

### LE DIAGRAMME VASCULAIRE FLORAL (Fig. 9 et 10)

La vascularisation du calice répond au modèle général des *Convolvulaceae*, mais elle est cependant moins condensée : les sépales possèdent 5 traces (3 traces chez *Convolvulus* et *Ipomoea*; 1 trace seulement chez *Calystegia* et *Porana*, d'après GRÉLOT, 1898 et GOVIL, 1972), mais les synlatéraux sépalaires ne sont pas soudés aux traces pétales. Les faisceaux récurrents descendants (fr), issus de la vascularisation calicinale existent aussi chez *Convolvulus tricolor* L. selon GRÉLOT. Les faisceaux externes ascendants (fe), en revanche, n'ont pas été reconnus ailleurs dans cette famille. Le calice de *Humbertia* est aussi caractérisé par l'irrégularité de sa vascularisation (Fig. 9, *1*; comparer avec *2*, *Ipomoea purpurea* (L.) Roth),

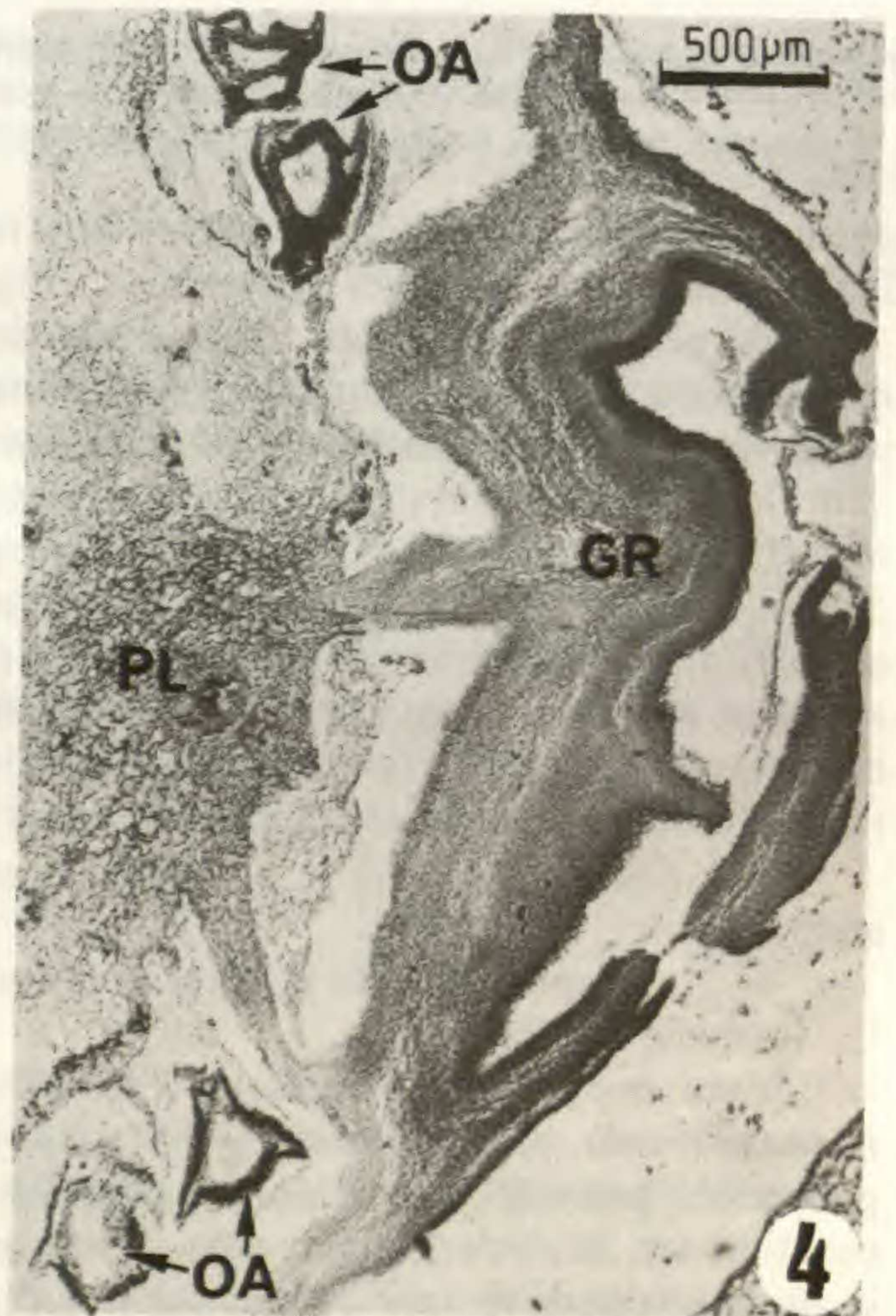
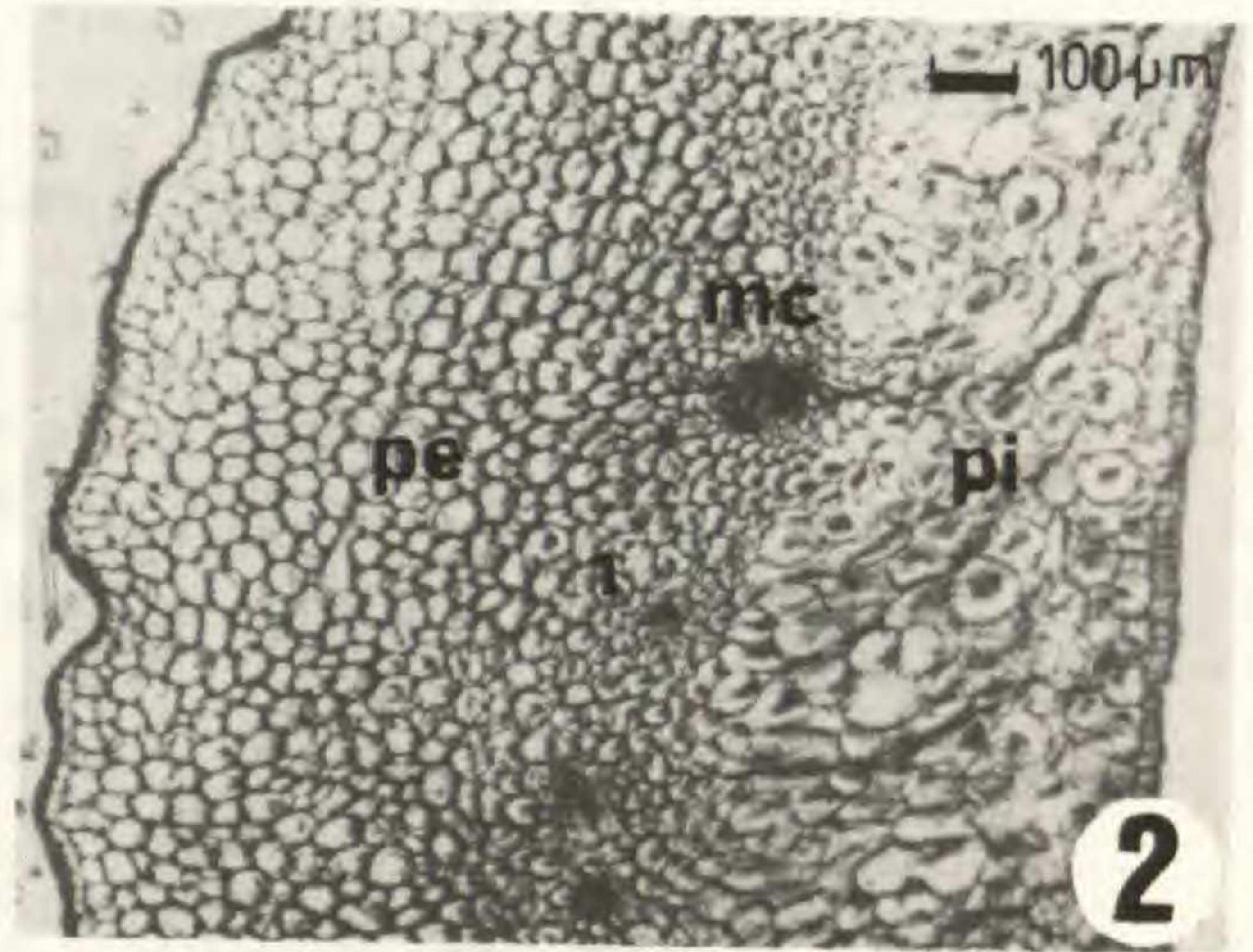
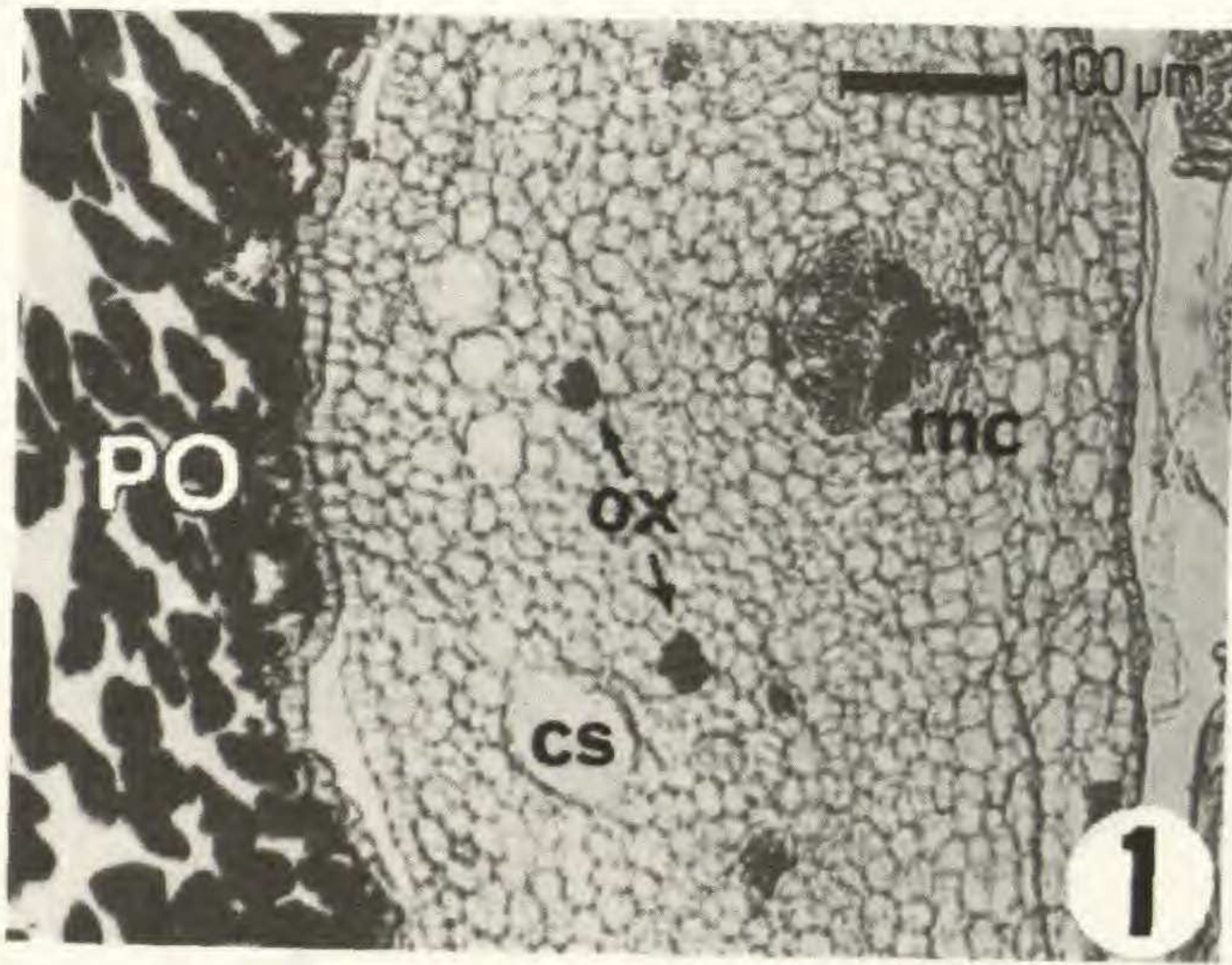


Fig. 8. — Histologie du gynécée de *Humbertia madagascariensis* (coupes transversales) : 1, paroi carpellaire à l'anthèse ; 2, paroi du fruit ; 3, zone nectarifère à l'anthèse ; 4, portion d'une loge du fruit (cs, cellule sécrétrice ; GR, graine ; mc, médian carpellaire ; OA, ovules avortés ; ox, oxalate de calcium ; pe, parenchyme externe ; ph, phloème ; pi, parenchyme interne ; PL, placenta ; PO, poils ovariens ; xy, xylème).

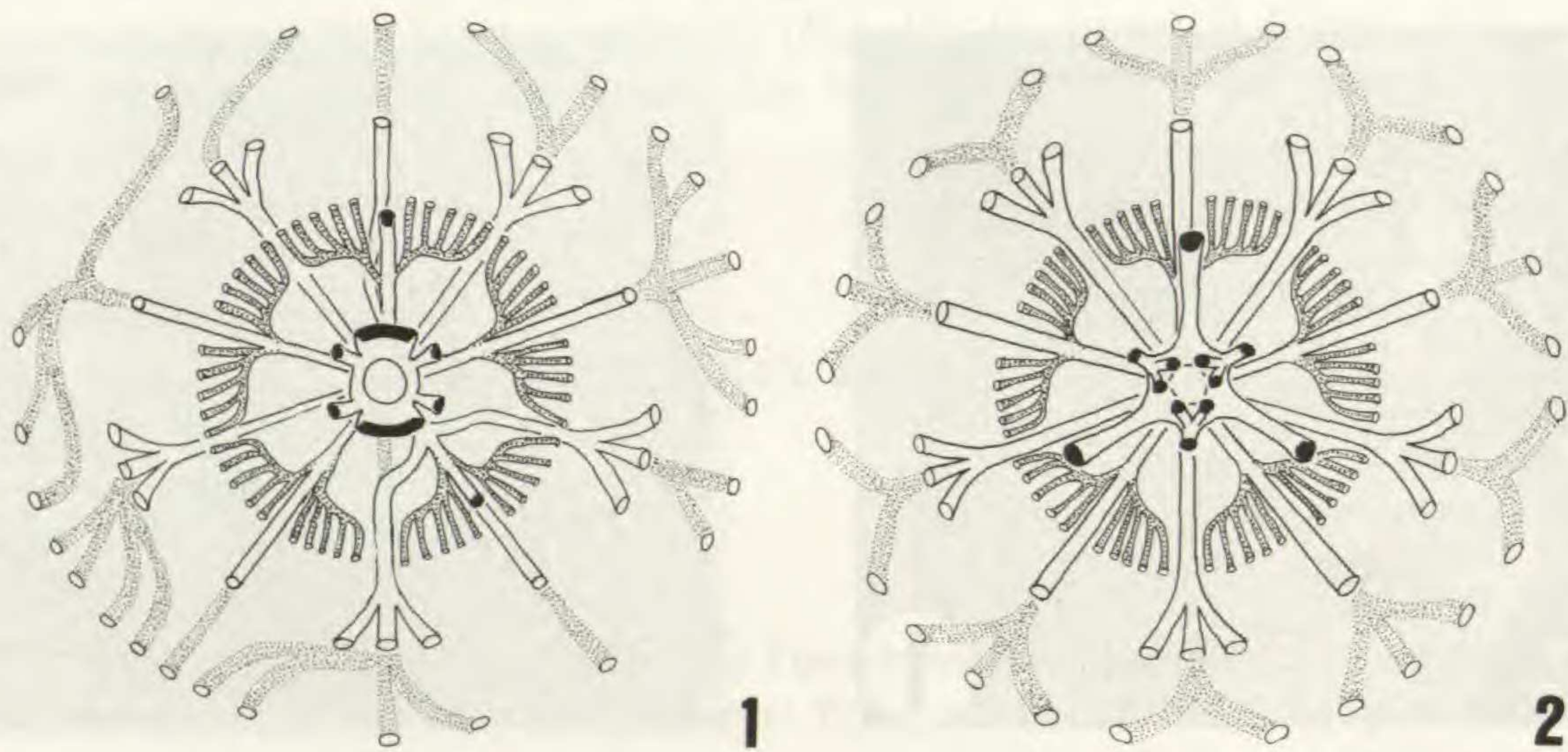


Fig. 9. — Diagrammes vasculaires floraux : 1, *Humbertia madagascariensis* Lam.; 2, *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, d'après GRÉLOT, 1898 (faisceaux sépalaires en pointillés légers; faisceaux pétales et staminaux en blanc; faisceaux nectarifères en pointillés serrés; faisceaux carpellaires blancs à extrémités noires).

puisque les médiolatéraux peuvent être émis isolément (Fig. 2, 8,  $mls_1$ ), tandis que les médians fusionnent parfois avec les synlatéraux (Fig. 2, 8,  $ls_1 + ls'_3 + mls'_3 + ms_3$ ).

Les pétales et étamines sont alimentés par des traces uniques. La zone nectarifère ovarienne, dont on reparlera en détail plus loin, est irriguée par des ramifications *apparemment* issues des traces staminales et des médians carpellaires.

Un autre fait intéressant est la *fusion* des médians carpellaires avec les traces staminales en regard, accompagnée d'une trace pétales pour le carpelle antérieur (Fig. 2, 9,  $e_1 + mc_1$ ;  $p_2 + e_2 + mc_2$ ). Ceci se traduit, comme on l'a vu, par une certaine dissymétrie dans le gynécée (Fig. 7). L'examen de la phyllotaxie florale (Fig. 10, 1) permet d'interpréter cette rupture de symétrie, sans équivalent connu parmi les *Convolvulaceae*. Les deux hélices phyllotaxiques ont été reconstituées selon LEFORT (1951), c'est-à-dire en considérant la taille des étamines : celle-ci tend à croître en direction acropète. Ainsi peut-on tracer :

- 1 : la spire issue de la bractée  $\alpha$  et passant par  $E_1$  (39 mm),  $E_4$  (39 mm) et  $C_2$  (carpelle antérieur);
- 2 : la spire issue de  $\beta$ , sur laquelle s'insèrent  $E_2$  (35 mm),  $E_5$  (37 mm),  $E_3$  (41 mm) et  $C_1$  (carpelle postérieur).

L'axe de symétrie est oblique (Fig. 10, 1, flèche), le diagramme est identique à celui de *Ipomoea repens*, par ex. (LEFORT, 1951). Par rapport à ce schéma théorique, la vascularisation gynoéciale présente une déviation (Fig. 10, 2, d) induisant la dissymétrie (carpelle 2 non parfaitement antérieur), mais restant conforme à la phyllotaxie 2/5 de la fleur. Autrement dit, le gynécée conserve une vascularisation organisée sur le modèle *pentamère* alors qu'il est morphologiquement *dimère*. Les fleurs phyllodiques de *Merremia tridentata* montrent d'ailleurs sans équivoque cette disposition 2/5, les deux carpelles séparés se disposant régulièrement sur les spires (DUPUY & GUÉDÈS, 1980). La famille affine des *Nolanaceae* a aussi conservé un gynécée fondamentalement pentamère, mais compliqué par une multiplication des carpelles (HUBER, 1980; BONDESON, 1986).

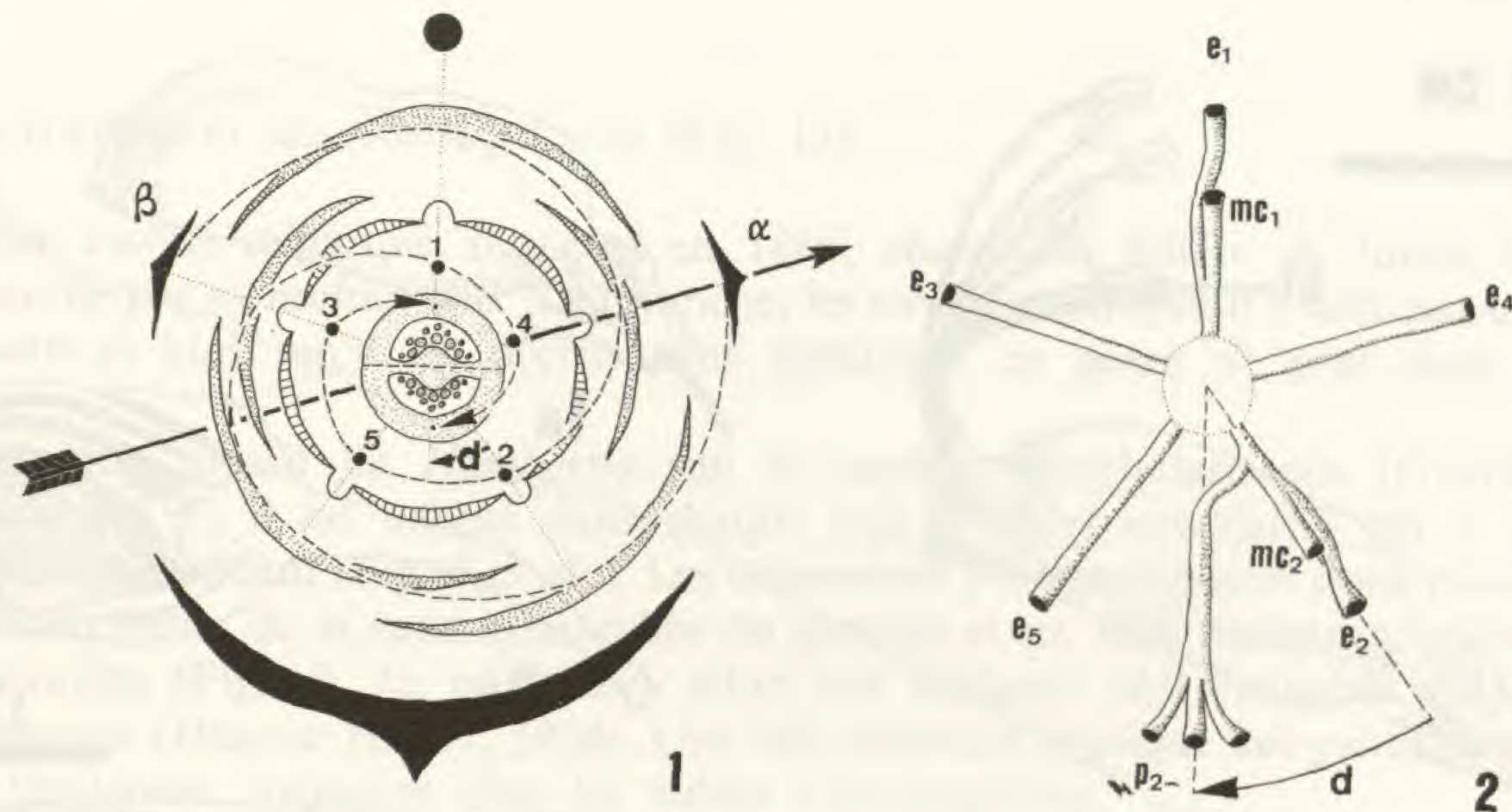


Fig. 10. — Passage de la pentamérie à la dimérie dans *Humbertia madagascariensis* : 1, diagramme phyllotaxique théorique de la fleur selon les conventions de LEFORT ; 2, détail du diagramme vasculaire réel, montrant une déviation  $d$  avec la théorie.

### L'INFLEXION DES FILETS STAMINAUX (Fig. 11)

Cette caractéristique de *Humbertia* ne se retrouve effectivement pas dans d'autres *Convolvulaceae* à fleur zygomorphe, telles que les *Ipomoea* de la section *Quamoclit* (PICHON, 1947 et obs. pers.). Cependant, dans ces exemples comparatifs, le tube corollin est très développé, tandis que les anthères et le stigmate ne sont pas très exserts : en fait ils sont tout simplement « démasqués » par l'épanouissement des lobes pétales. En conséquence les filets staminaux n'y sont guère infléchis. Par contre, le genre *Mina* (Fig. 11, 1) montre dans le bouton une très nette inflexion des filets et du style (1a). A l'anthèse, il y a même une inversion du sens de l'inflexion (1b). L'organisation de l'androcée est donc comparable à celle de *Humbertia*, et peut-être plus complexe, si l'on tient compte de la zygomorphie de la corolle.

### LE PROBLÈME DU DISQUE OVARIEN (Fig. 12)

Dans les *Asteridae*, le tissu nectarifère floral prend souvent la forme d'un disque entourant l'ovaire (GUÉDÈS, 1979). Ce disque n'est pas toujours bien visible, comme chez *Capsicum annuum* (*Solanaceae*, cité par HUBER, 1980) et, ainsi que le précise RAO (1971), la définition en est surtout histologique : « ... there are species in which only a microscopical examination would reveal whether a disk is present or not ». Anatomiquement, il est évident que la base fortement élargie de l'ovaire d'*Humbertia* représente un tel disque (Fig. 2, 13, N ; Fig. 12, 1a, tirets). L'originalité du genre consiste en ce que son disque *inclus*, et donc extérieurement invisible à l'anthèse, devient proéminent au cours de la fructification (Fig. 12, 1b). Ainsi les observations de PICHON (1947) et de LAMARCK (1786) sont-elles toutes les deux exactes, mais ne s'appliquent pas au même stade.

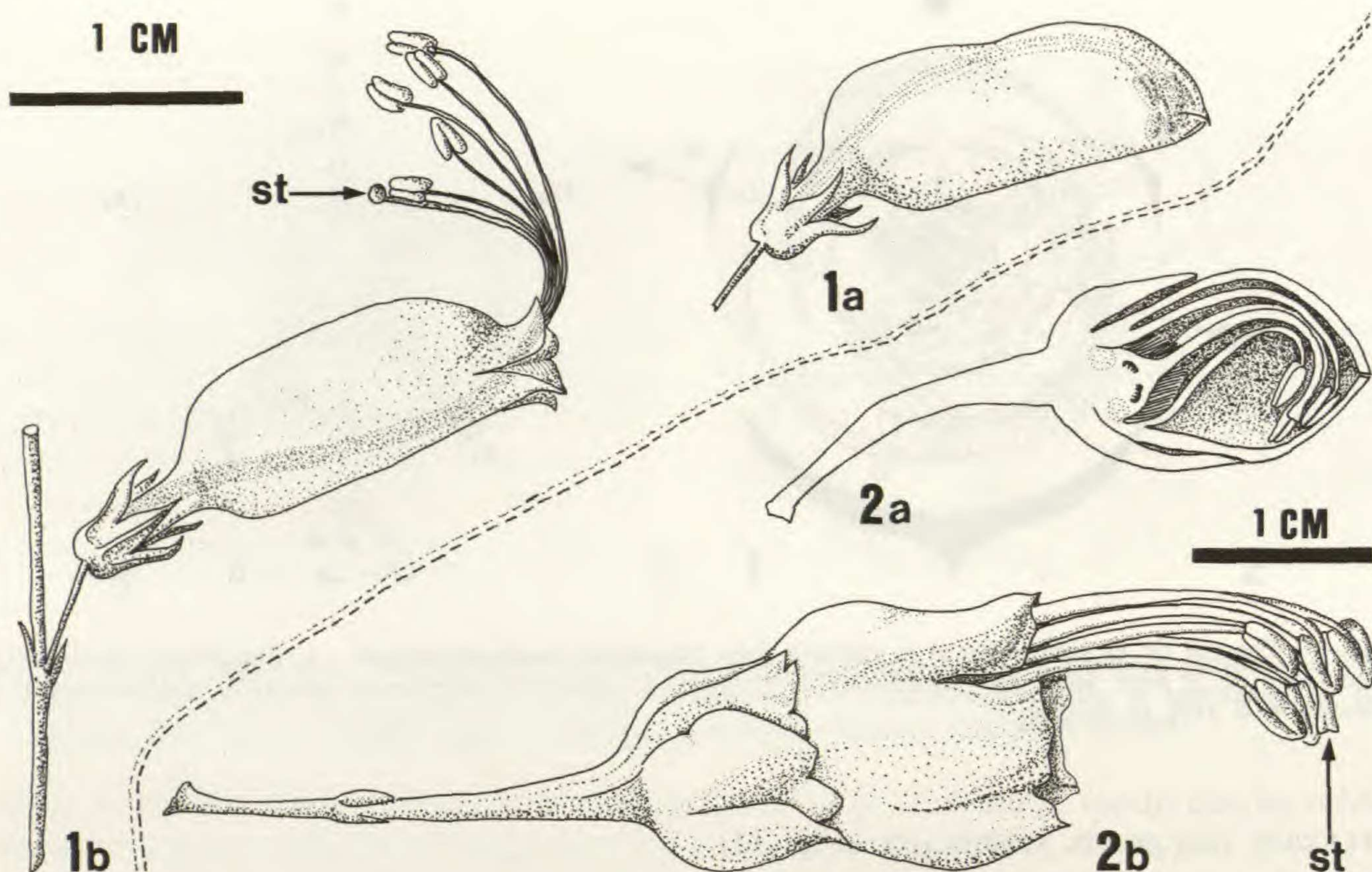


Fig. 11. — Morphologie de l'androcée dans le bouton floral (a) et à l'anthèse (b); 1, *Mina lobata* Cerv. in De la Llave & Lex.; 2, *Humbertia madagascariensis* Lam. (st, stigate).

D'autre part, PICHON (1951) ne retrouve pas le disque annulaire dans le fruit; il interprète cette zone comme un gynophore. La restauration du matériel d'herbier par cet auteur a été probablement incomplète: sa fig. 2 montre une capsule concave par en dessous, les graines paraissant rétractées dans les loges. L'action de l'ammoniaque à 60° a permis de restituer une morphologie certainement plus conforme à la réalité (Fig. 12, 1b): la capsule est globuleuse, les graines remplissent les loges et le disque est très net.

La vascularisation nectarienne est encore bien dessinée dans le fruit et garantit qu'il ne s'agit pas d'un artéfact. Elle est entièrement d'origine *carpellaire*, les traces apparemment émises par les staminaux (Fig. 9, 1) étant assimilables à des médiolatéraux alimentant la paroi ovarienne. Ce sont des ramifications phloémoxylémiennes, puis phloémiennes de ces médiolatéraux et des médians qui irriguent le disque (Fig. 8, 3), selon un schéma semblable à celui de *Calystegia sepium* (FREI, 1955). Chez *Convolvulus tricolor*, même les synlatéraux carpellaires envoient des branches dans le disque (GRÉLOT, 1898).

La nature du disque ne fait donc aucun doute chez *Humbertia*, si l'on considère la convergence des données vasculaires et morphologiques (Fig. 12, 1a, 1b, tirets). Il est homologable à des ligules dorsales de carpelles congénitalement soudées, comme GUÉDÈS l'a démontré dans le cas des *Labiatae* (1964) et proposé pour la plupart des *Asteridae* (1979). A cet égard, l'individualisation du disque à la fructification constitue un argument de poids, en l'absence de données tératologiques. L'origine du disque est en effet souvent indéterminable, même lorsque la vascularisation peut être connue (RAO, 1971).

LA PLACENTATION ET SES CONSÉQUENCES (Fig. 12)

Comme l'avait remarqué BAILLON en 1889, *Humbertia* diffère de toutes les autres *Convolvulaceae* par sa multiovulie. En revanche, les ovules anatropes n'y sont pas hyponastes (« ascendants ») ainsi qu'il les décrit, mais *épinastes* : ce genre ne peut donc être une *Solanaceae*.

Le placenta massif de *Humbertia* suit le modèle scrophulariacéen (GUÉDÈS, 1974; ARMSTRONG, 1985) : il est unique dans chaque loge et alors vascularisé par le synlatéral carpellaire correspondant (Fig. 6, 3, slc). Les expansions placentaires sont donc classiquement (HARTL, 1956) issues de la zone synascidiée du gynécée et ici, elles fusionnent même avec le plancher ovarien (Fig. 12, 1a, pointillés), selon une tendance déjà ébauchée chez certaines *Scrophulariaceae* (*Diascia*, HARTL, 1956). Une telle structure implique une *peltation* basale des carpelles, totalement inconnue chez les autres *Convolvulaceae*.

La persistance des latéraux carpellaires au centre du gynécée jusque dans le style (Fig. 6, 5 à 10, lc) est également très surprenante pour une *Convolvulacée*. Dans cette famille, on observe que les latéraux, soudés d'un carpelle à l'autre, passent en périphérie du gynécée dès leur séparation d'avec les « placentaires », nommés ici rlc (GRÉLOT, 1898; HARTL, 1962; GUÉDÈS, 1968). Il en découle que l'ovaire devient *uniloculaire* au-dessus du placenta, mais il apparaît souvent cloisonné par suite du développement d'un septum apical, sorte de rideau parenchymateux issu de la prolifération basipète des zones transverses de styles unifaciaux, ainsi que par une fausse cloison résultant de l'expansion d'un replum placentaire (HARTL, 1962; GUÉDÈS, 1979).

Les deux styles soudés de *Humbertia* sont bifaciaux, les latéraux carpellaires restant distincts à ce niveau (Fig. 10, 6, lc). La cloison, persistante dans le fruit, résulte donc de la fusion des parois carpellaires, comme chez les *Solanaceae* (HUBER, 1980). Une telle structure n'est pas sans analogie avec celle des *Convolvulaceae* à styles gynobasiques, comme *Dichondra*

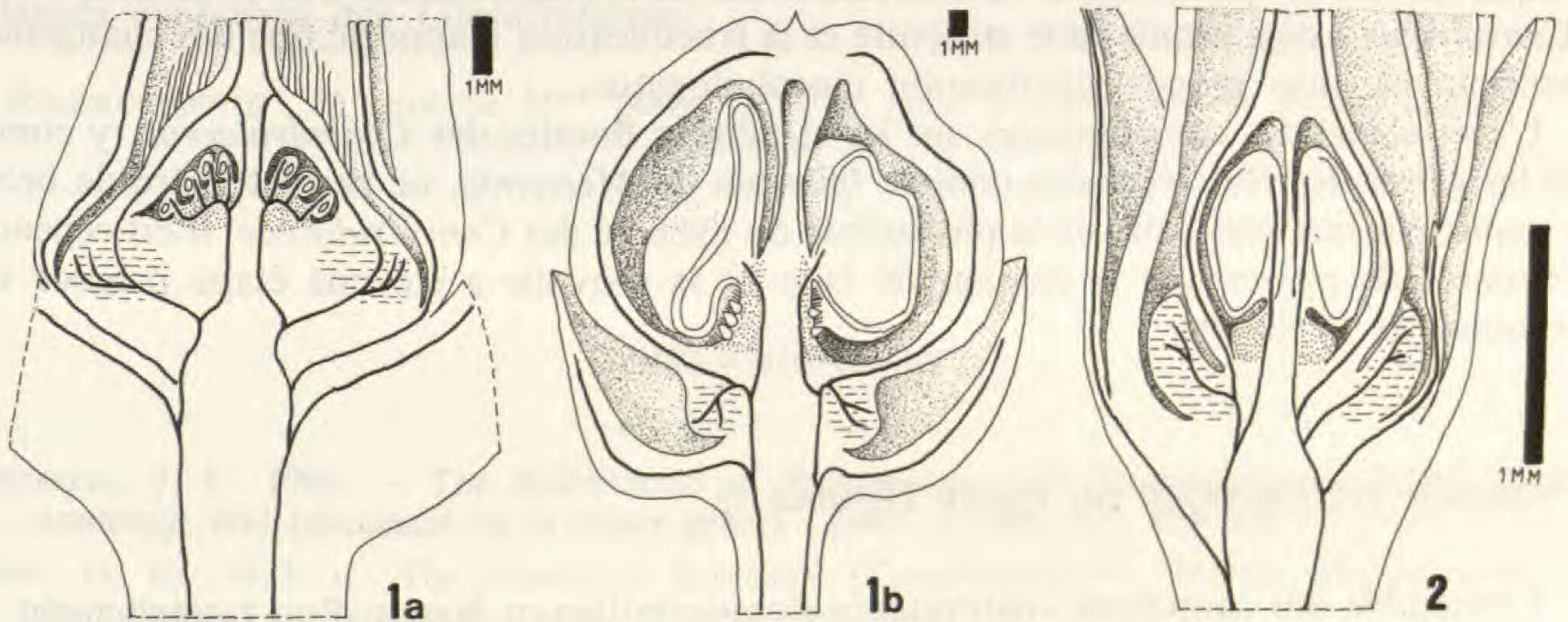


Fig. 12. — Morphologie comparée du gynécée (coupes longitudinales schématiques) : 1, *Humbertia madagascariensis* Lam., a, fleur, b, fruit ; 2, *Convolvulus mauritanicus* Boiss., fleur (nectaire ovarien en tirets ; placenta en pointillés ; vascularisation en trait noir épais).



ou certaines espèces de *Cuscuta* (VIDAL, 1900; TIAGI, 1951; HARTL, 1962), mais la participation des latéraux à l'alimentation du style constitue une particularité très remarquable. La ramification d'un de ces latéraux (Fig. 6, 10, rlc''<sub>2</sub>), semble être un écho de la dissymétrie du gynécée.

#### CONSÉQUENCES POUR L'ÉVOLUTION DU GYNÉCÉE DES CONVULVULACEAE (Fig. 12)

Il serait sans aucun doute difficile de rattacher *Humbertia* aux *Convolvulaceae* à la seule lumière de l'anatomie florale : les caractères du gynécée paraissent a priori très différents.

Pourtant, comme l'a bien vu LAMARCK en 1786, la structure du fruit est très comparable à celle de l'ovaire des autres *Convolvulaceae* (*Convolvulus mauritanicus*, Fig. 12, 2). Les modifications les plus considérables concernent la région placentaire : seuls les ovules sommitaux, proches du compitum et mieux irrigués sont susceptibles de se développer. Leur nombre maximal (4) est celui des branches vasculaires principales alimentant le placenta (Fig. 6, 4, rlc<sub>1</sub>, rlc'<sub>1</sub>, rlc<sub>2</sub> et rlc'<sub>2</sub>). Ces ovules « favorisés » sont dressés et reposent sur un soubassement placentaire parsemé d'ovules avortés réduits à des écailles (Fig. 12, 1b, pointillés). Or un tel socle existe en réalité chez toutes les *Convolvulaceae* (Fig. 12, 2, pointillés), parfois sous la forme de poils pluricellulaires amylofères (*Convolvulus altheoides*, CAPUS, 1878), peut-être homologues d'ovules.

Chez *Humbertia* l'avortement des ovules, sur lequel nous n'avons aucune donnée embryologique (dégénérescence des sacs embryonnaires, non-fécondation, compétition inégale avec les ovules sommitaux, etc.), a pour conséquence le développement de graines relativement volumineuses, capables d'assurer une bonne installation des plantules (HAIG & WESTOBY, 1988). Il apparaît alors que le gynécée de *Humbertia*, à l'anthèse, pourrait représenter l'état primitif des *Convolvulaceae*. La réduction du nombre d'ovules d'environ 40 à 4 ; la coalescence des deux loges ovariennes — accompagnée de la différenciation d'un septum apical et d'un replum — et l'individualisation du disque conduisent à l'organisation typique de la famille : or, la plupart de ces phénomènes surviennent au cours de la fructification. Par contraste, l'ovaire de *Convolvulus* a déjà acquis cette structure et la fructification n'apporte que des changements dimensionnels, sans grande signification morphologique.

L'état actuel des connaissances sur les structures florales des *Convolvulaceae*, y compris dans les genres les plus répandus comme *Ipomoea* ou *Merremia*, ne permet guère de broser une esquisse même sommaire de la phylogénie du gynécée des *Convolvulaceae*. Il est cependant raisonnable de penser que le passage de la n- à la 4-ovulie a été une étape précoce dans l'évolution de la famille.

#### LA POSITION SYSTÉMATIQUE DU GENRE HUMBERTIA

L'ensemble des caractères anatomiques floraux milite en faveur d'un rattachement aux *Convolvulaceae*. Les similitudes déjà relevées avec *Erycibe* et *Maripa* (HALLIER, 1892; PICHON, 1947, 1951 et AUSTIN, 1973) sont suffisamment convaincantes pour confirmer l'attribution de ce genre aux *Erycibeae*.

La tribu des *Humbertioideae* créée par ROBERTY en 1952, sur la seule base de la multiovulie, conduirait à se priver d'une information capitale : un changement de placentation (par réduction) à l'intérieur d'une lignée naturelle.

## CONCLUSION

L'étude du genre *Humbertia*, seule Convolvulacée-Erycibée de la région afro-malgache, apporte des éléments entièrement nouveaux pour la compréhension du gynécée — apparemment si simple — des *Convolvulaceae*.

La placentation primitive paraît avoir été multiovulée, du type scrophulariacéen, le soubassement placentaire des *Convolvulaceae* actuelles semblant être un vestige de cet état. La cloison séparant les deux loges ovariennes n'a pas la même valeur morphologique que dans les autres *Convolvulaceae* : il n'y a ni replum, ni septum apical. En contrepartie, les carpelles sont peltés jusqu'au niveau d'insertion du placenta. Le disque ovarien est de nature ligulaire carpellaire.

L'organisation du gynécée a été comprise, chez *Humbertia*, par une confrontation des stades floral et fructifère. Son aspect archaïque est corroboré par d'autres caractères : irrégularité et faible condensation de la vascularisation du calice, trace de pentamérie dans la disposition des médians carpellaires (exprimée seulement dans les cas tératologiques), enfin peltation carpellaire. Le port arboré érigé pourrait d'ailleurs représenter un trait ancestral dans cette famille, où abondent des formes lianescentes souvent peu lignifiées.

Les caractères différentiels invoqués pour éloigner *Humbertia* des autres *Convolvulaceae* se sont révélés erronés (absence de cellules sécrétrices, de disque) ou surévalués (absence de phloème interne, aussi chez *Cuscuta*; inflexion des filets staminaux, aussi chez *Mina*), en accord avec une systématique divisionniste.

L'extension des travaux d'anatomie florale aux groupes critiques, comme les *Erycibeeae*, *Cuscuteae*, etc., permettrait certainement d'aboutir à une meilleure compréhension des tendances évolutives des *Convolvulaceae*.

REMERCIEMENTS : Je remercie M<sup>me</sup> Blaise DU PUY pour la correction du résumé anglais.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARMSTRONG, J. E., 1985. — The delimitation of *Bignoniaceae* and *Scrophulariaceae* based on floral anatomy, and placement of problem genera. *Amer. J. Bot.* 72 : 755-766.
- AUSTIN, D. F., 1973. — The American *Erycibeeae* (*Convolvulaceae*): *Maripa*, *Dicranostyles*, and *Lysiostyles*. I — Systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60 : 306-412.
- BAILLON, H., 1889. — Sur l'organisation des *Humbertia*. *Bull. mens. Soc. Linn. Paris* 2 : 814-815.
- BONDESON, W. E., 1986. — Gynoecial morphology and funicular germination plugs in the *Nolanaceae*. *Nord. J. Bot.* 6 : 183-198.

- CAPUS, G., 1878. — Anatomie du tissu conducteur. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 6<sup>e</sup> sér., 7 : 209-291.
- CHATIN, A., 1870. — *De l'Anthère*, Baillière, Paris, 135 p., 36 pl. h. t.
- CHOISY, J. D., 1845. — *Convolvulaceae* in A. DE CANDOLLE, *Prodromus*, partie 9 : 323-465.
- DAUMANN, E., CHRTEK, J., JIRASEK, V. & SLAVIKOVA, Z., 1970. — Navrh terminologie pro usporadani cevnich svazku v korunnich listcich dvoudeloznych (résumé allemand : Terminologie der Leitbündelanordnung in den Kronblättern der Dicotyledonen). *Preslia* 42 : 304-316.
- DUPUY, P. & GUÉDÈS, M., 1980. — Documents tératologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4<sup>e</sup> série, 2, section B : 83-144.
- ERBAR, C., 1991. — Sympetaly — a systematic character? *Bot. Jahrb. Syst.* 112 : 417-451.
- FREI, E., 1955. — Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 65 : 60-114.
- GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*. 3<sup>e</sup> éd., Thieme, Stuttgart, 311 p.
- GOVIL, C. M., 1972. — Morphological studies in the family *Convolvulaceae*. IV — Vascular Anatomy of the Flower. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 75, sect. B : 271-282.
- GRÉLOT, P., 1898. — *Recherches sur le système libéroligneux floral des gamopétales bicarpellées*. Thèse, Paris, série A, n<sup>o</sup> 289, Masson, 153 p., 7 pl.
- GUÉDÈS, M., 1964. — Organisation de l'ovaire de quelques Labiées. II — Disque et insertion de l'ovule. *Bull. Soc. Bot. France* 111 : 16-33.
- GUÉDÈS, M., 1968. — Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* Hall. (= *M. tridentata*) (Convolvulacées). *Cellule* 67 : 139-181.
- GUÉDÈS, M., 1974. — Le gynécée de *Paulownia* et *Schlegelia* et le problème de la délimitation des Scrofulariacées et Bignoniacées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 278, Série D : 2629-2632.
- GUÉDÈS, M., 1979. — *Morphology of Seed-Plants*, Cramer, Vaduz, 326 p.
- HAIG, D. & WESTOBY, M., 1988. — Inclusive Fitness, Seed Resources, and Maternal Care in *Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies*. Ed. J. & L. LOVETT DOUST, Oxford Univ. Press, 344 p. : 60-79.
- HALLIER, H., 1892. — Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen auf morphologischer und anatomischer Grundlage. *Bot. Jahrb. Syst.* 16 : 453-591.
- HARTL, D., 1956. — Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. *Öst. Bot. Z.* 103 : 195-242.
- HARTL, D., 1962. — Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apicalseptums. *Beitr. Biol. Pfl.* 37 : 241-330.
- HUBER, K. A., 1980. — Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradoxa* Lindl. (*Nolanaceae*). *Dissertationes Botanicae* 55 : 1-252, 697 fig. h. t.
- JAZEWITCH, W. VON, 1959. — Contribution à l'étude de *Humbertia madagascariensis* Lamk. I — Anatomie de l'écorce. *J.A.T.B.A.* 6 : 609-615.
- JUSSIEU, A.-L. DE, 1789. — *Genera Plantarum*, Paris : 133.
- KAUR, H. & SINGH, R. P., 1987. — Development and structure of seed and fruit in some *Convolvulaceae*. *Phytomorphology* 37 : 145-154.
- LAMARCK, J.-B., 1786. — *Encyclopédie méthodique, Botanique*, Panckoucke, Paris, t. 2 : 356-357.
- LANGERON, M., 1942. — *Précis de microscopie*, Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 6<sup>e</sup> édition, 1340 p. : 660.
- LEFORT, M., 1951. — Contribution à l'étude de quelques Convolvulacées tropicales. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 11<sup>e</sup> série, 12 : 193-217.
- MARIAUX, A., 1959. — Contribution à l'étude de *Humbertia madagascariensis* Lamk. II — Note sur le bois. *J.A.T.B.A.* 6 : 616-619.

- METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*, Clarendon Press, Oxford, vol. 2 : 954-964.
- PICHON, M., 1947. — Le genre *Humbertia*. *Notul. Syst.* 13 : 13-25.
- PICHON, M., 1951. — Le fruit et la graine des Humbertiacees. *Bull. Soc. bot. France* 98 : 235-237.
- PITARD, J., 1899. — *Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères*. Thèse, Paris, Série A, n° 337, J. Durand, Bordeaux, 362 p., 5 pl. h. t.
- RAO, V. S., 1971. — The Disk and its Vasculature in the Flowers of some Dicotyledons. *Bot. Notiser* 124 : 442-450.
- ROBERTY, G., 1952. — Genera Convolvulacearum. *Candollea* 14 : 11-60.
- TIAGI, B., 1951. — A contribution to the morphology and embryology of *Cuscuta hyalina* Roth and *C. planiflora* Tenore. *Phytomorphology* 1 : 9-21.
- VIDAL, L., 1900. — *Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales*. Thèse, Grenoble, série A, n° 360, Allier frères, 115 p., 4 pl. h. t.

